Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **6**, 1984,
section A, nº 4 : 1077-1089.

Phylogénie des Euphausiacés (Crustacés Eucarides)

par Bernadette Casanova

Résumé. — Ce premier schéma des relations phylogénétiques entre les différents genres de l'ordre des Euphausiacés est fondé sur l'examen de nombreux caractères touchant à la morphologie et à la reproduction. C'est le genre *Bentheuphausia* qui apparaît comme le plus archaïque. A partir des *Thysanopoda*, première étape parfaitement euphausiacéenne, se différencient quatre grandes radiations : celle des *Euphausia*, celle des *Meganyctiphanes*, *Nyctiphanes* et *Pseudeuphausia*, à partir de laquelle une branche conduit aux *Thysanoessa*, celle de *Tessarabrachion*, et celle aboutissant d'une part aux *Nematoscelis* et d'autre part aux *Nematobrachion* et *Stylocheiron*.

Abstract. — This first diagram of phylogenetic relationships in the Euphausiacean Order is based on the examination of many generic characters dealing with morphology and reproduction. The genus *Bentheuphausia* seems to be the most archaïc. From *Thysanopoda* which represents the first really euphausiacean step, four radiations may be distinguished : one of *Euphausia*, one of *Meganyctiphanes*, *Nyctiphanes* and *Pseudeuphausia* from which a branch leads to *Thysanoessa*, one of *Tessarabrachion*, and the last which leads on the one hand to *Nematoscelis* and, on the other hand, to *Nematobrachion* and *Stylocheiron*.

B. Casanova, *Biologie animale (Plancton), Université de Provence, 3 place Victor-Hugo, 13331 Marseille cedex 3, et Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.*

Cette première tentative d'établissement de relations phylogénétiques au sein de l'ordre des Euphausiacés a pour but de mettre en évidence les interrelations entre les différents genres du phylum [1], fondées sur l'ensemble des caractères génériques touchant à la morphologie, principalement celle des thoracopodes, et à la reproduction. Elle se limite aux Euphausiacés actuels.

Une étude de ce type est d'autant plus intéressante qu'il s'agit d'un groupe zoologique relativement peu nombreux, comprenant 84 espèces, réparties en 11 genres bien définis, strictement limitées au domaine marin (salinité d'au moins 28 ‰) et pélagique. Cette homogénéité dans l'habitat et le mode de vie, qui a un retentissement sur l'aspect morphologique — faciès purement « caridoïde » (Calman, 1904) pour l'ensemble du groupe — permet plus facilement que chez les Mysidacés et les Décapodes, auxquels on les compare, de comprendre quel a été le sens et la forme de la pression évolutive.

Hormis cet aspect de « crevette », dû à une carapace céphalothoracique recouvrant dorsalement les huits segments thoraciques et à un abdomen allongé, quels sont les carac-

1. La succession des genres dans les principales clés de détermination (Mauchline et Fisher, 1969 ; Brinton, 1975) indique la tendance évolutive générale.

tères propres aux Euphausiacés ? Tout d'abord, le telson terminé en pointe et flanqué de deux languettes latérales (épines modifiées) qui se retrouve dans l'ensemble de l'ordre. Ensuite, la présence d'une seule série de branchies épipodiales, non recouvertes par la carapace, portées latéralement par les coxae des thoracopodes. Ces derniers sont typiquement biramés ; aucun n'est transformé en maxillipède. L'endopodite comprend généralement cinq articles et l'exopodite, bisegmenté, est en forme de rame natatoire frangée de soies.

Les Euphausiacés archaïques

C'est indiscutablement le genre *Bentheuphausia* G. O. Sars, 1885, qui apparaît comme le plus archaïque de l'ordre des Euphausiacés. L'ensemble des caractères indique, par rapport aux autres, un organisme primitif : présence de huit paires de thoracopodes biramés et pédiformes ; endopodites des deux paires de maxilles comportant deux ou trois articles alors qu'il n'en comporte qu'un seul dans tous les autres genres ; pléopodes des deux premières paires chez les mâles non différenciés en organes copulateurs avec, cependant, un caractère sexuel secondaire consistant en une rangée de petites épines portées par le basis de Pl 1 (fig. 1 A) ; enfin, absence de photophores.

Cet ensemble a été jugé suffisamment caractéristique pour que soit créée la famille des Bentheuphausiidae Colosi, 1917, dont la seule espèce, *Bentheuphausia amblyops*, est cantonnée dans les eaux profondes des trois océans. Cette forme, que l'on peut considérer comme relicte, ne constitue vraisemblablement pas la forme-souche dont sont issus les autres Euphausiacés, mais appartient probablement à une radiation collatérale dont le rayonnement a pu être beaucoup plus important au cours des ères géologiques antérieures et dont elle serait actuellement le seul représentant.

Le genre *Bentheuphausia*, bien que sensiblement différent et original par rapport aux autres, n'en constitue pas moins un authentique représentant de l'ordre des Euphausiacés, dont il possède les principales caractéristiques (aspect du telson, branchies épipodiales libres, thoracopodes biramés pédiformes à exopodite en rame natatoire, épine préanale).

Un point particulier, cependant, mérite d'être souligné : c'est la présence d'une suture transversale (ou diérèse) sur l'uropode externe, qui n'existe pas chez les autres Euphausiacés. Or, on la retrouve chez les Mysidacés Lophogastridae (*Gnathophausia*, *Eucopia*) et certains Décapodes Reptantia et Natantia. Cette diérèse représente-t-elle un caractère primitif, comme le dit Burkenroad (1981), ou seulement une disposition permettant d'équilibrer la nage chez des animaux qui ont des contacts épisodiques avec le fond ? On ne le sait, mais on peut remarquer qu'elle est inconstante chez les Mysidacés (très imparfaite chez les *Siriella*, elle n'existe pas chez certains autres genres, comme *Petalophthalmus* et *Anchialina* par exemple) et que parmi les Décapodes, elle est peu marquée chez les *Gennadas* et absente chez les *Parapenaeus*. Aussi, on peut dire avec quasi-certitude que *Bentheuphausia* apparaît comme le genre le plus proche de ce qu'on a appelé la « souche schizopodienne ».

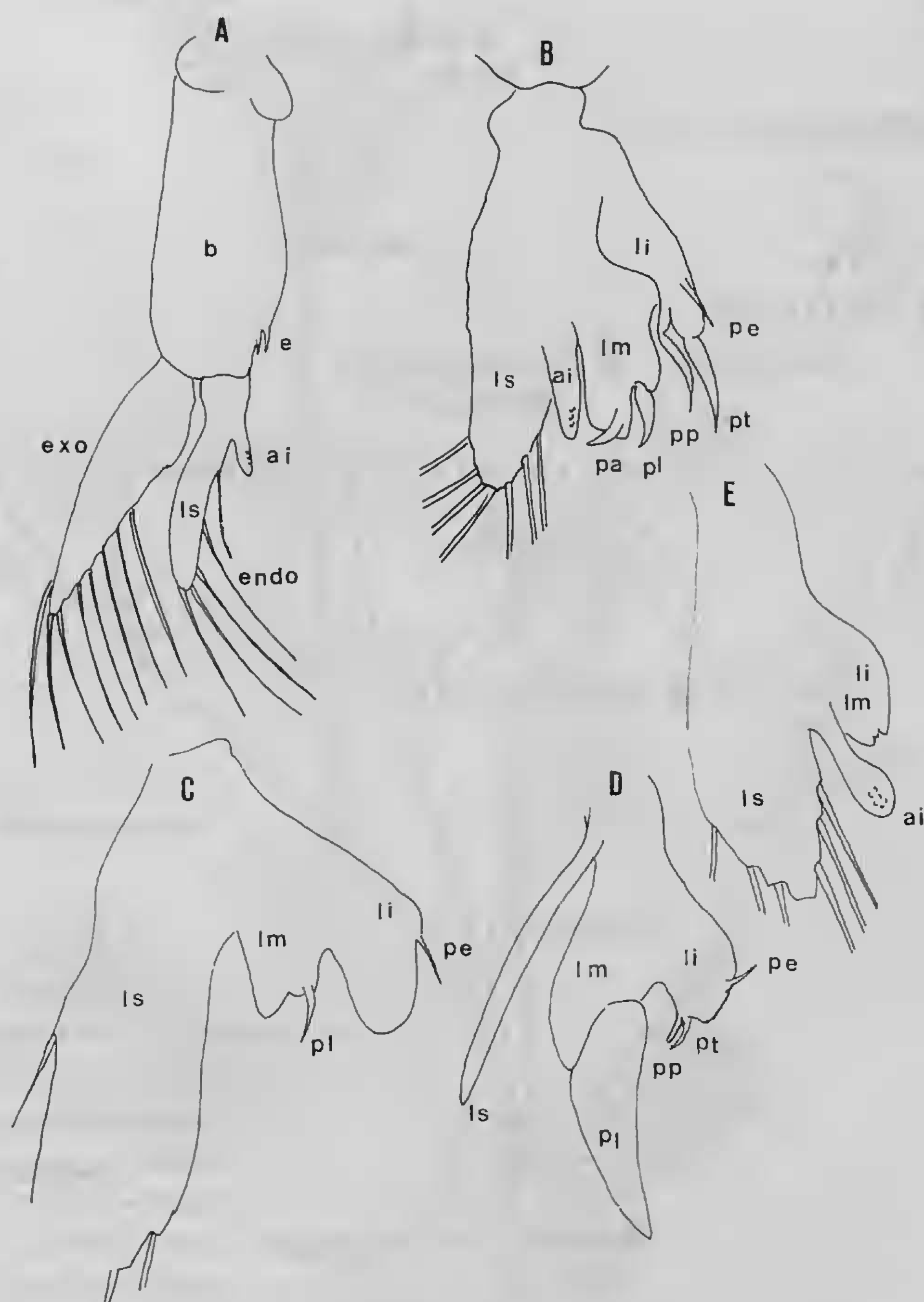


Fig. 1. — Premier pléopode mâle de *Bentheuphausia* (A). Endopodite seul (petasma) chez les autres espèces : B, *Thysanopoda* ; C, *Nyctiphanes* ; D, *Pseudeuphausia* ; E, *Tessarabrachion*. ai : appendix interna (= lobe additionnel), b : basis, e : épines du basis, endo : endopodite, exo : exopodite ; li, lm, ls : lobes interne, médian, setigère ; pa, pe, pl, pp, pt : processus additionnel, en épine, latéral, proximal, terminal.

La radiation principale

La lignée qui donne naissance à la deuxième famille, celle des Euphausiidae Dana, 1850, se signale par l'acquisition d'un petasma et de photophores, tandis que la 8e paire de thoracopodes (P8) devient rudimentaire. L'atrophie de la 8e paire de thoracopodes ne s'effectue pas de façon uniforme au sein de la radiation principale : l'endopodite disparaît (tendance qui se dessine déjà chez les *Bentheuphausia* puisque cette rame ne com-

FIG. 2. — Évolution de la 8e paire de thoracopodes chez les Euphausiacés. b : basis, exo : exopodite.

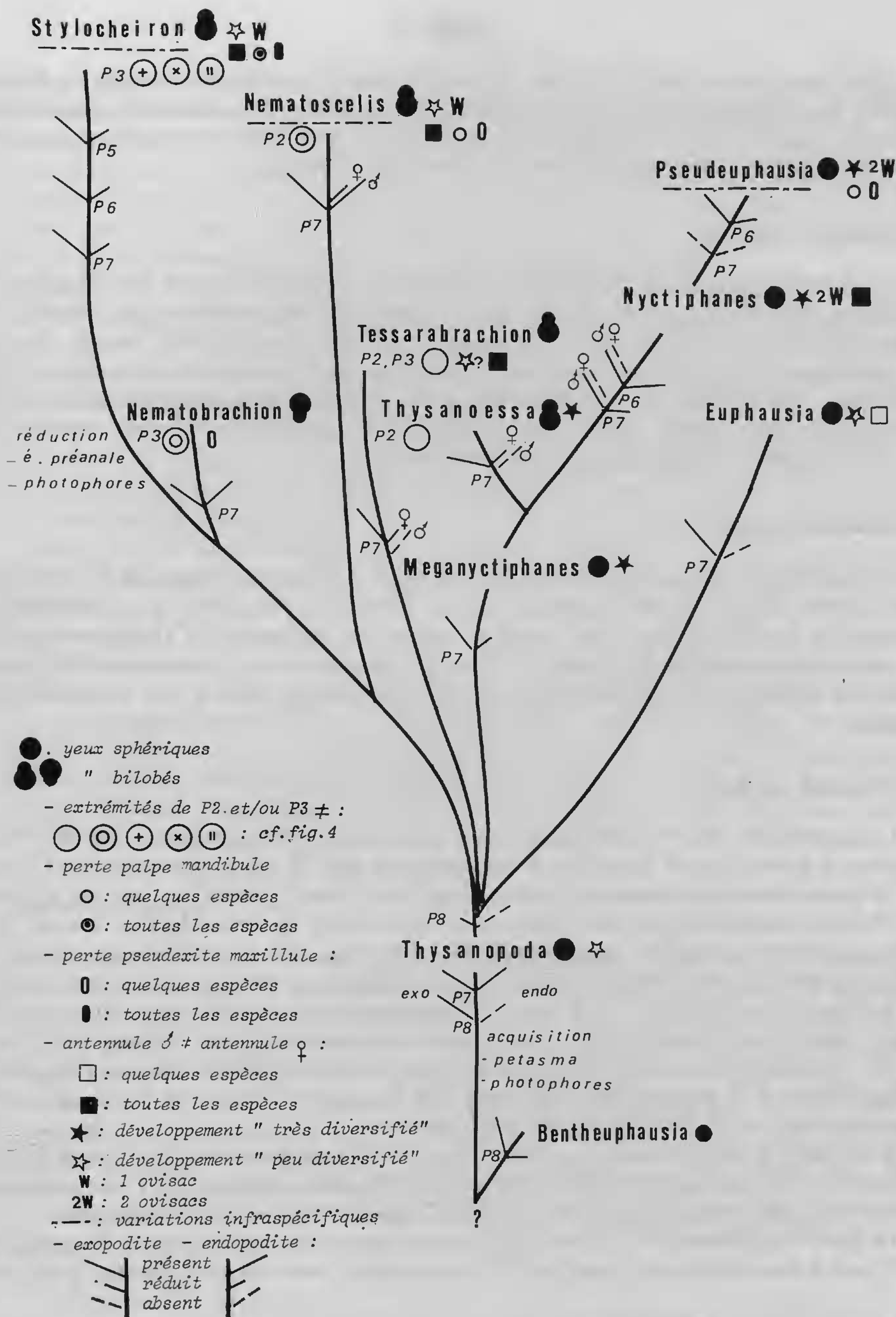


Fig. 3. — Relations phylogénétiques et caractères évolutifs des Euphausiacés.



porte plus que quatre articles au lieu des cinq habituels) ; c'est le maintien ou la réduction plus ou moins prononcée de l'exopodite qui va permettre de distinguer cinq modalités différentes (fig. 2) dont certaines caractérisent des radiations rassemblant des genres ayant en commun d'autres caractères morphologiques (fig. 3).

Première modalité

L'exopodite bisegmenté de P8 reste intact, par comparaison avec les exopodites des appendices précédents qui conservent tous, en outre, un endopodite à cinq articles. C'est ce que l'on observe dans le genre *Thysanopoda* Milne-Edwards, 1830 (fig. 2). Les yeux sont sphériques ; les œufs sont pondus librement en mer ; le petasma des mâles, comme le thelycum des femelles, est complexe (fig. 1 B). Ce genre, bien représenté dans la faune profonde, comprend treize espèces dont la plupart évoluent dans les zones profondes des eaux subtropicales et tropicales des deux hémisphères.

Deuxième modalité

L'exopodite de P8, petite lame aplatie, frangée de soies, est très réduit. Cette disposition s'observe dans le genre *Euphausia* Dana, 1850 (fig. 2), qui perd, en outre, totalement, l'endopodite de P7 (fig. 3). Chez certaines espèces, le pédoncule de l'antennule présente des ornementations différentes selon le sexe. Il existe trente et une espèces d'*Euphausia* connues de l'épi- et du mésoplancton, qui peuplent la quasi-totalité des zones océaniques du globe.

Troisième modalité

L'exopodite de P8 est transformé en un appendice styliforme glabre (fig. 2). Elle est commune à quatre genres constituant une radiation (fig. 3) où le développement larvaire offre la particularité de comporter tout au long de la phase furcilia une grande variabilité dans l'aspect morphologique des stades (c'est-à-dire qu'à un stade furcilia donné correspondent plusieurs variations morphologiques entre lesquelles se répartissent diversement les larves), dont les plus nombreux sont dits « dominants », alors que les moins nombreux sont accessoires ou « variants ». Ce type de développement est « très diversifié », par opposition à celui « peu diversifié » des genres dont les étapes sont fixes (obligatoires), comme chez les *Nematoscelis*, ou relativement fixes (choix restreint) comme chez les *Thysanopoda*, les *Stylocheiron* et la plupart des *Euphausia* [1] (B. Casanova, 1974) ; le développement des *Nematobrachion* et de *Bentheuphausia* reste inconnu.

A la base de cette radiation se situe le genre *Meganyctiphanes* M. Sars, 1856, dont l'endopodite de P7 ne comporte plus que deux articles. Il est représenté par une seule espèce, *M. norvegica*, qui occupe le pourtour nord de l'Atlantique et de la Méditerranée.

Le genre *Nyctiphanes* G. O. Sars, 1853, lui fait suite ; dans les deux sexes, les endopodites de P7 sont à deux articles et ceux de P6 à cinq articles, mais chez les femelles leurs exopo-

1. Sur les 24 espèces d'*Euphausia* dont les séries larvaires sont connues, quatre présentent un développement « très diversifié ».

dites disparaissent. Ici, les œufs ne sont pas émis en mer mais portés dans deux sacs ovigères, sécrétions membraneuses transparentes et temporaires, maintenues sous le thorax par les endopodites de P6 et P7 ; c'est une disposition que l'on observe chez certains Copépodes (où les ovisacs sont fixés à l'abdomen), tout à fait différente de la formation d'oostégites par les épipodites des thoracopodes que l'on rencontre chez les Mysidacés, et de l'accrochage des œufs aux pléopodes chez la plupart des Décapodes. Les quatre espèces de ce genre se localisent dans quelques secteurs néritiques des trois océans.

Nous plaçons le genre *Pseudeuphausia* Hansen, 1910, près de *Nyctiphanes*, au contraire de tous les auteurs qui le rapprochent d'*Euphausia* comme l'indique son appellation. Les arguments en sont les suivants : exopodite de P8 représenté par un appendice styliforme glabre ; morphologie voisine des thelycum (Guglielmo et Costanzo, 1983) et perte de l'appendix interna sur le petasma (fig. 1 C, D) ; partie frontale de la carapace des larves et des adultes incurvée entre les yeux, comme chez les larves de *Nyctiphanes* et *Meganyctiphanes* ; présence de deux ovisacs ; enfin, comme chez *Nyctiphanes*, caractère néritique des deux espèces. Deux faits caractérisent les *Pseudeuphausia* : la perte de l'exo- et de l'endopodite de P7 et la réduction de longueur de l'endopodite de P6 (qui conserve cependant cinq articles), tandis que l'absence de palpe sur la mandibule n'affecte que *Pseudeuphausia sinica* et l'existence de variations infraspécifiques n'a jusqu'à présent été observée que chez *P. latifrons*.

Chez la plupart des *Thysanoessa* Brandt, 1851, les yeux deviennent bilobés et les endopodites de la deuxième paire de thoracopodes s'allongent [1], sans réelle transformation de leurs extrémités qui portent de longues soies serrulées le long du propode et du dactyle (fig. 4). Les endopodites de P7 ont un ou deux articles chez les femelles ; ils manquent chez les mâles, alors que les exopodites subsistent dans les deux sexes. Six espèces de *Thysanoessa* se localisent dans les zones néritiques de l'hémisphère Nord, deux dans la région antarctique et deux, mésopélagiques, dans les zones subtropicales et tempérées des deux hémisphères.

Quatrième modalité

La morphologie de P8 est très proche des *Thysanopoda*, avec un basis encore setigère du côté interne (celui-ci est peu développé et inerme dans les autres radiations) et un exopodite à peine réduit, quoique insegmenté. Il s'agit de *Tessarabrachion* Hansen, 1911 (fig. 2), genre monospécifique dont le petasma est original dans la famille des Euphausiidae par l'absence de processus et la fusion des lobes interne et médian (fig. 1 E). *T. oculatum* a des yeux bilobés et le pédoncule antennulaire différent selon le sexe ; c'est une espèce mésopélagique cantonnée dans le Pacifique Nord. Il est intéressant de souligner qu'elle a des affinités, d'une part, avec le genre *Thysanoessa* — même allongement de P2, s'accompagnant en outre d'un allongement de P3, et même réduction de P7 — d'autre part, avec le genre *Nematoscelis* — même morphologie de la partie antérieure de la carapace larvaire (Endo, 1980).

1. On notera que chez les trois espèces de *Thysanoessa*, dont les yeux sont sphériques ou légèrement ovales, l'endopodite de P2 est peu ou pas allongé.

Cinquième modalité

L'exopodite de P8 subit une réduction plus prononcée que dans le cas précédent (fig. 2). Elle caractérise une radiation où l'on observe, en outre, d'une part, la présence d'yeux bilobés et, d'autre part, l'allongement et la modification de l'extrémité d'une paire de thoracopodes (fig. 4). Cet allongement porte sur l'endopodite de P3 chez *Nematobrachion* Calman, 1896, de P2 chez *Nematoscelis* G. O. Sars, 1883, mais leur terminaison reste sensiblement identique : un bouquet de longues épines striées, issues soit du dernier, soit des deux derniers articles. Alors que la partie supérieure de l'œil bilobé prédomine sur l'inférieure chez le premier, le contraire se produit chez le second. Ces divers traits montrent que les deux genres, bien qu'issus d'une branche commune, ont évolué indépendamment. Seuls, les *Nematoscelis* portent leurs œufs dans un ovisac [1]. Chez les *Nematobrachion*, l'endopodite de P7 a cinq articles et certaines espèces n'ont pas de pseudexite [2] sur la maxillule. Chez les *Nematoscelis*, l'endopodite de P7 ne comporte plus que deux articles chez la femelle ; certaines espèces perdent, en outre, le palpe de la mandibule et le pseudexite de la maxillule ; par ailleurs, des variations infraspécifiques sont reconnues (Gopalakrishnan, 1974), indice de réactions adaptatives aux différentes conditions de milieu. Les *Nematoscelis* ont donc subi une pression évolutive plus marquée que les *Nematobrachion*. Ce dernier genre, encore relativement primitif, ne regroupe que trois espèces vivant entre 40° N et 40° S dans les couches moyennes des trois océans. Le genre *Nematoscelis* en compte huit ayant sensiblement la même répartition : deux formes sont indo-pacifiques, les autres étant cosmopolites et mésopélagiques dans les zones tempérées et tropicales.

Les *Stylocheiron* s'individualisent également à partir de cette radiation, puisqu'ils présentent l'exopodite de P8 légèrement réduit. Mais le fait que certains caractères aient évolué de façon originale nous incite à les traiter séparément.

La radiation des *Stylocheiron* G. O. Sars, 1883

Ce genre se distingue des autres par différents points :

— s'ils sont munis de photophores comme les autres Euphausiidae, leur nombre est sensiblement réduit : ils font défaut sur la 2e paire de thoracopodes, ainsi que sur les 2e, 3e et 4e somites abdominaux ; cette réduction du nombre des photophores (de 10 à 5) résulte sans doute d'une disparition secondaire ; en effet, celui de P2 existe chez *Stylocheiron suhmii* au cours du développement larvaire (B. Casanova, 1974) ;

— une régression affecte également l'épine préanale présente chez les autres Euphausiacés, mais une gradation existe au sein même du genre puisque *Stylocheiron carinatum* en possède une petite, les autres espèces n'en ayant qu'un rudiment, visible seulement après ablation des uropodes.

1. Ici, comme chez les *Stylocheiron*, l'ovisac, impair, est moins caractérisé que chez les *Nyctiphanes* et les *Pseudeuphausia* ; cependant la masse des œufs, de forme constante, suggère l'existence d'une enveloppe.

2. Il correspond au pseudo-exopodite des auteurs.

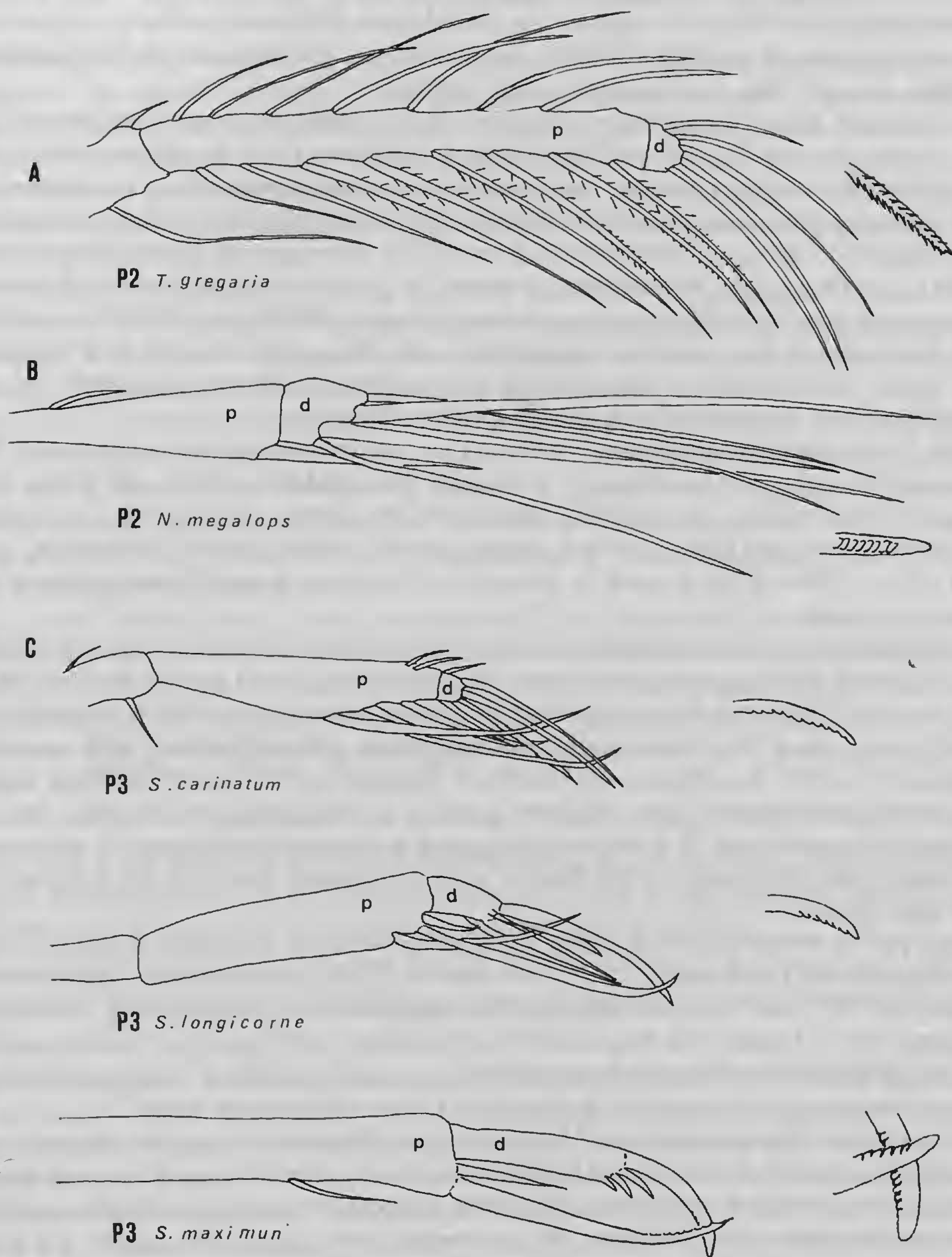


Fig. 4. — Extrémités des endopodites de la paire de thoracopodes allongés : A, *Thysanoessa* et *Tessarabrachion* ; B, *Nematoscelis* et *Nematobrachion* ; C, *Stylocheiron*. p : propode, d : dactyle. Dans tous les cas, l'ornementation des longues épines a été figurée.

En outre, on peut différencier des groupes d'espèces de *Stylocheiron* par la variation de certains caractères qui sont constants dans tous les autres genres. Il s'agit, d'une part, de la terminaison de P3 qui s'organise de trois façons différentes selon la disposition des épines striées issues du propode dilaté et du dactyle, et, d'autre part, de l'organisation des ommatidies dans le lobe supérieur des yeux bilobés.

On reconnaît donc trois groupes d'espèces selon le mode de terminaison de P3 (fig. 4) : chez *S. carinatum*, ces épines sont implantées latéralement sur la moitié distale du propode et le long du dactyle ; chez les sept espèces du groupe « *longicorne* », ces épines, recourbées distalement, sont implantées à l'extrémité apicale du propode et sur le dactyle ; chez les trois espèces du groupe « *maximum* », deux épines, l'une courte, l'autre longue et striée, issues de la partie apicale du propode viennent en opposition avec le dactyle porteur de dents, ce qu'on peut considérer comme une terminaison chéliforme. Cette disposition, qui rappelle la « pince » des premiers péréiopodes [1] des Décapodes, semble être davantage le résultat d'une convergence qu'une marque de parenté phylétique puisqu'elle est réalisée sur l'appendice qui correspond à la 3e paire de maxillipèdes.

Selon la morphologie des yeux, il n'y a plus que deux catégories d'espèces, *S. carinatum* rejoint le groupe « *longicorne* » à grandes ommatidies orientées de façon à capter la lumière en provenance des couches supérieures, le groupe « *maximum* » à ommatidies identiques dans les deux lobes de l'œil. On rappellera ici que c'est *S. carinatum*, appartenant à l'un ou l'autre groupe selon le caractère retenu, qui porte l'épine préanale la plus prononcée du genre.

Par ailleurs, tous les caractères dont nous avons suivi le devenir dans les différents genres des autres radiations se retrouvent au maximum de leur évolution chez les *Stylocheiron* : la mandibule est dépourvue de palpe et la première maxille de pseudexite ; les œufs sont portés dans un ovisac ; enfin, des variations infraspécifiques sont mentionnées chez plusieurs espèces du groupe « *longicorne* » (Brinton, 1962 et 1975). Mais une étape supplémentaire est franchie dans ce genre puisque la diminution du nombre des articles de l'endopodite concerne la 6e paire de thoracopodes et atteint également, à une exception près (*S. maximum*), la 5e paire. C'est donc le genre qui paraît avoir atteint le niveau d'évolution le plus poussé.

Ainsi, par la réduction du nombre des photophores et de l'épine préanale, celle du nombre d'articles de l'endopodite de P6 et même de P5, et la réalisation d'une terminaison chéliforme sur P3 chez certaines espèces, les *Stylocheiron* se démarquent nettement des autres genres de la famille des Euphausiidae. En raison de la position qu'ils occupent au sommet de la ligne évolutive des Euphausiacés, on peut considérer qu'ils constituent une entité systématique où la pression évolutive est particulièrement nette.

La famille des Euphausiidae semble donc s'être différenciée à partir du genre typique « *Thysanopoda* », qui apparaît comme la forme-souche à partir de laquelle se sont détachées quatre radiations donnant naissance aux autres genres. L'appellation Thysanopodidae de Gerstaecker et Ortmann (1901) eut été, de ce fait, plus appropriée si celle des Euphausiidae n'avait pas été antérieurement utilisée (Dana, 1850).

1. Les péréiopodes, chez les Décapodes, correspondent aux cinq derniers thoracopodes à fonction locomotrice.

Les niveaux d'évolution des différents genres

Au terme de cette analyse où nous avons suivi l'évolution de quelques caractères morphologiques d'un genre à l'autre, il est possible de déterminer quels sont les principaux niveaux d'évolution par lesquels est passé le phylum des Euphausiacés actuels.

L'une des principales cibles de la pression évolutive a été les thoracopodes, en particulier la réduction des dernières paires, de la 8ᵉ à la 5ᵉ. Cette réduction a affecté l'ensemble du phylum à partir des *Thysanopoda*, genre le plus primitif après *Bentheuphausia*, puisque seule la 8ᵉ paire est concernée.

En revanche, l'allongement d'une ou deux paires de thoracopodes (P2 ou P3), avec différenciation de leurs extrémités, qui apparaît conjointement avec la formation d'yeux bilobés, n'est le fait que de quelques genres : *Thysanoessa* (chez sept espèces sur dix), *Tessarabrachion*, *Nematoscelis*, *Nematobrachion* et *Stylocheiron*.

Une autre caractéristique évolutive importante est l'acquisition d'un ou deux ovisacs protégeant la ponte, les larves n'étant libérées qu'au stade métanauplius, ce qui s'effectue avec une diminution considérable du taux de fécondité (Brinton, 1966) due à la réduction des risques de mortalité des nauplii. L'acquisition de cet organe se fait au sommet de certaines branches de l'arbre évolutif : *Nyctiphanes* et *Pseudeuphausia* d'une part, *Nematoscelis* et *Stylocheiron* d'autre part.

En outre, l'existence de variations infraspécifiques permettant de reconnaître certaines « formes » au sein des espèces rend compte de la possibilité de spéciation, signe d'une pression sélective s'exerçant encore actuellement dans des groupes aussi divers que les Chaetognathes ou les Crustacés Décapodes (J.-P. Casanova, 1977). De telles variations sont connues chez *Pseudeuphausia*, *Nematoscelis* et *Stylocheiron*, aux extrémités des branches précitées.

A ces caractères principaux s'en ajoutent d'autres, moins importants. Il s'agit de :

— la perte du palpe de la mandibule et du pseudexite de la maxillule chez quelques espèces de *Pseudeuphausia* et de *Nematoscelis* et chez tous les *Stylocheiron* (certaines espèces de *Nematobrachion* ne perdent que le pseudexite de la maxillule) ;

— l'apparition d'un dimorphisme sexuel sur le pédoncule de l'antennule pour quelques espèces d'*Euphausia* et chez les *Nyctiphanes*, *Tessarabrachion*, *Nematoscelis* et *Stylocheiron*.

Si l'on récapitule dans un tableau (tabl. 1) les observations qui ont été faites concernant l'évolution des Euphausiacés, en ne tenant compte que de la présence, la réduction ou l'absence des caractères considérés sans établir de hiérarchie entre eux, on exprime ainsi, d'une autre manière, le classement des différents genres de l'arbre phylogénétique tel que nous l'avons présenté. *Thysanopoda* et *Stylocheiron* se placent aux extrémités de la famille des Euphausiidae, le premier genre étant la première étape parfaitement « euphausiacéenne » ; *Bentheuphausia* est le représentant le plus primitif de l'ordre reflétant encore l'organisation schizopodienne.

Cet arbre phylogénétique est limité aux Euphausiacés actuels, aucun Crustacé fossile ne pouvant leur être rattaché avec certitude. Malgré son nom, le genre *Anthracophausia* (Peach, 1908), datant du Carbonifère, qui leur avait anciennement été rapporté, a été

Tableau I. — Caractères évolutifs des Euphausiacés. (+ : présence chez toutes les espèces ; /+ : présence chez quelques espèces.)

	Bentheuphausia	*Thysanopoda*	*Meganyctiphanes*	*Euphausia*	*Thysanoessa*	*Nematobrachion*	*Tessarabrachion*	*Nyctiphanes*	*Pseudeuphausia*	*Nematoscelis*	*Stylocheiron*
Acquisition petasma et photophores		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Réduction P8	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Réduction P7			+	+	+		+	+	+	+	+
Réduction P6								+	+		+
Réduction P5											/+
Yeux bilobés P2 et/ou P3 allongés					/+	+	+			+	+
Dimorphisme sexuel Al				/+			+	+		+	+
Perte palpe Md									/+	/+	+
Perte pseudexite Mxl						/+			/+	/+	+
Réduction épine préanale											+
Réduction nombre photophores											+
Ovisacs								+	+	+	+
Variations infraspécifiques									+	+	+
Nombre de caractères	1	2	3	4	4	4	5	6	8	9	13

inclus, avec d'autres Eumalacostracés paléozoïques, dans l'ordre primitif des Eocarida (Brook, 1962). Ces Crustacés à faciès caridoïde seraient en fait les précurseurs des Péracarides et des Eucarides, ce que confirmeraient les travaux récents (Schram, 1979, 1981).

Le principal enseignement que l'on puisse tirer de cette étude est que les Euphausiacés ont évolué indépendamment des ordres voisins, Mysidacés et Décapodes, « empruntant » des caractères aux uns et aux autres. Comme les premiers, certaines espèces incubent leurs œufs sous le thorax, mais de manière différente ; d'autres ont acquis des yeux bilobés, à l'instar de certains Mysidacés (*Euchaetomera*, par exemple). Comme les seconds, les Penaeidea tout au moins, ils ont vu se modifier le premier pléopode des mâles en petasma et l'aire génitale des femelles en thelycum, et apparaître une terminaison chéliforme sur une paire de thoracopodes chez les plus évolués ; en outre, les deux ordres ont un développement larvaire homologue (Calyptopis = Protozoea, Furcilia = Zoea ; Gurney, 1942).

Il reste que les Euphausiacés forment un groupe bien homogène, dû principalement à l'unité de son mode de vie dans la série des Eumalacostracés où ils occupent une position charnière particulièrement intéressante.

Remerciements

Je remercie le Dr. E. Brinton pour ses intéressantes remarques ainsi que les Dr. Y. Endo et R. Wang pour leur envoi de *Tessarabrachion oculatum* et *Pseudeuphausia sinica*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Brinton, E., 1962. — The distribution of Pacific Euphausiids. *Bull. Scripps Instn. Oceanogr.*, **8** : 51-270.

— 1966. — Remarks on Euphausiacean Phylogeny. *Proc. Symp. Crustacea, Ernakulum*, **1** : 255-259.

— 1975. — Euphausiids of southeast asian waters. *Naga Rep.*, **4** (5) : 269 p., 138 figs.

Brook, H. K., 1962. — The Paleozoic Eumalacostraca of North America. *Bull. Am. Paleont.*, **44** (202) : 163-295.

Burkenroad, M. D., 1981. — The higher taxonomy and evolution of Decapoda (Crustacea). *Trans. S. Diego Soc. nat. Hist.*, **19** (17) : 251-268.

Calman, W. T., 1904. — On the classification of the Crustacea Malacostraca. *Ann. Mag. nat. Hist.*, Ser. 7, **13** : 144-158.

Casanova, B., 1974. — Les Euphausiacés de Méditerranée (Systématique et développement larvaire. Biogéographie et Biologie). Thèse Doct. État, Univ. Provence Marseille CNRS A.O. 9446 : 380 p.

Casanova, J.-P., 1977. — La faune pélagique profonde (zooplancton et micronecton) de la province atlanto-méditerranéenne. Aspects taxonomique, biologique et zoogéographique. Thèse Doct. État, Univ. Provence Marseille : 455 p.

Dana, J. D., 1850. — Conspectus crustaceorum quae in orbis terrarum circumnavigatione. *Am. J. Sci.*, **9** (25) : 129-133.

Endo, Y., 1980. — Larval stages of Euphausiid *Tessarabrachion oculatum* Hansen. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **27** (2) : 113-122.

Gerstaecker, A., et A. E. Ortmann, 1901. — Schizopoda. *In* : Bronn KL. Ord. 5 : 602-686, Taf. 53-63.

Gopalakrishnan, K., 1974. — Zoogeography of the genus *Nematoscelis* (Crustacea, Euphausiacea). *Fish. Bull. U.S.*, **72** : 1039-1074.

Guglielmo, L., et G. Costanzo, 1983. — Diagnostic value of the thelycum in Euphausiids. II. Oceanic species. Genera *Bentheuphausia*, *Nyctiphanes*, *Pseudeuphausia*, *Tessarabrachion* and *Nematobrachion*. *J. Crust. Biol.*, **3** (2) : 278-292, 12 figs.

Gurney, R., 1942. — Larvae of Decapod Crustacea. Ray Society, London : 306 p.

Mauchline, J., et L. Fisher, 1969. — The biology of Euphausiids. *In* : Ad. Mar. Biol. Acad. Press London, **7** : 1-454.

Peach, B. N., 1908. — Monograph on the higher Crustacea of the Carboniferous rocks of Scotland. *Mem. Geol. Surv. Great Britain Paleontol.*, 1908 : 82 p., 12 pl.

Schram, F. R., 1979. — British carboniferous malacostraca. *Fieldiana*, Geol., **40** : 129 p.

— 1981. — Late paleozoic crustacean communities. *J. Paleont.*, **55** (1) : 126-137.